

М. А. ПОЛОВОВА, И. И. ШИЛОВА

**НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ,
ВЫРАЩЕННЫХ НА ШЛАМОВОМ ОТВАЛЕ
УРАЛЬСКОГО АЛЮМИНИЕВОГО ЗАВОДА**

Изучение особенностей морфологии и анатомического строения многолетних злаков, выращенных на шламовом отвале, необходимо для выявления направления и степени влияния новых, специфических условий на растения и путей приспособления растительных организмов к этим суровым условиям.

Решающими в условиях отвала факторами являются «эдафические», а именно неблагоприятный питательный и водный режим шламового субстрата. В то же время известно, что нарушение питательного и водного режима вызывает морфолого-анатомические изменения растений (Петинов и Зак, 1938; Генкель, 1946; Максимов, 1952; Петинов и Самиев, 1959).

Анатомические особенности многолетних злаков в условиях отвала на разных субстратах (шлам+почва, шлам+ил) в сравнении с растениями тех же видов, выращенными в обычных условиях на почве, изучались на двух объектах — коостре безостом и пырее бескорневищном 4 года жизни. При исследованиях применялась обычная в анатомических работах методика с фиксацией материала в 70%-ном спирте, последующим приготовлением микроскопических препаратов, их зарисовкой и фотографированием. Изучены все вегетативные органы растений с десяти экземпляров каждого вида. Срезы листа и его эпидермиса были взяты в средней части взрослого листа у пырея третьего, а у коостра — пятого снизу на генеративном побеге. Эпидермис снимался с нижней стороны листа между главной жилкой и краем листа. В эпидермисе подсчитывалось количество клеток его и устьиц на 1 мм² листовой поверхности, измерялась длина и ширина клеток эпидермиса и устьиц в самой широкой их части. С каждого образца снималось по 10 замеров, что обеспечивало стократную повторяемость. Исследование хлорофиллоносной ткани проводилось на поперечных срезах листа; подсчитывалось количество клеток парен-

химы, составляющей мякоть листа, между главной и первой боковой жилками. Изучение проводящей системы листа сводилось к определению суммарной длины сосудисто-волокнистых пучков на единице поверхности (1 см^2) листовой пластинки. На поперечных срезах листа исследовался характер структур, составляющих данный объект. Анатомические особенности стебля изучались на поперечных срезах. Срезы стебля делались на расстоянии 1 см над узлом третьего листа. С помощью объективного микрометра определялись диаметр стебля, диаметр полости, строение механической ткани. У последней подсчитывалось количество рядов составляющих ее структур и измерялся диаметр клеток. Степень одревеснения тканей на препаратах определялась реакцией флороглюцина с дымящей соляной кислотой (последние являются основными реактивами на одревеснение) (Хржановский, Прянишников и другие, 1963; Раздорский, 1949; Воронин, 1953).

Анатомическое строение корня изучали на поперечных срезах, которые делали на расстоянии 1 см от узла кущения. На препаратах измерялся диаметр корня и диаметр осевого цилиндра, подсчитывалось количество проводящих пучков. Полученные результаты были обработаны вариационно-статистически. Типичные структуры, видимые под микроскопом (МБД-1), зарисовывались с помощью рисовального аппарата при увеличении в 120 раз. Для получения сравнительных анатомических данных использовались растения тех же видов и того же возраста, но выращенные в обычных условиях на почве (с контрольного варианта).

Рассмотрим сначала морфологические особенности растений (табл. 1 и 2). Из показателей, представленных в таблицах, следует, что необычные условия отвала влияют на морфологию как вегетативных органов, так и наиболее консервативных репродуктивных органов. Высота растений на отвале уменьшилась в два — три раза. Наряду с этим наблюдалось и уменьшение длины подземных plagiotропных побегов. Как видно из таблицы, корневища костра безостого на шлеме с илом в 1,6 и на шлеме с почвой в 2,1 раза короче, чем в контроле на почве.

Энергия кущения в условиях отвала значительно снижается. Так, если в контроле на почве в кусте костра безостого 4-го года жизни в фазу цветения насчитывалось в среднем 108,2 побега, то на шлеме с почвой — только 6,2, а на шлеме с илом — 4,5 побега, т. е. разница в количестве побегов огромна: в 17—24 раза. У пырея бескорневищного различие значительно меньше, но закономерность та же: уменьшение энергии кущения у растений на отвале.

У злаков в условиях отвала уменьшается количество листьев (у пырея — в 2,3—3,4 раза, у костра — в 22,6 — 33,5 раза), сокращаются размеры листовой пластинки: и длина, и ширина, и толщина, соответственно уменьшается и ее площадь (табл. 1). Снижение высоты растений, количества побегов в кусте, облиственности изменяет и общий облик растения, его габитус. Так, например,

если при выращивании на почве костер безостый представлен высокими, мощными, хорошо облиственными кустами, с темно-зеленой окраской, то в условиях отвала — это низкорослые, небольшие, мало облиственные, «тощие», «сухие» кустики зеленовато-бурого, красноватого (от налета шлама) цвета.

Изменения коснулись и корневой системы. На отвале наблюдается иное положение корней в пространстве: корневая система стала более поверхностной, проникающей на меньшую глубину. Из данных табл. 1 видно, что уменьшились средняя длина и толщина корня. Так, корни у костра на шламе с почвой в 2,1 и на шламе с илом — в 3,2 раза, у пырея соответственно — в 3,7 и 1,9—2,2 раза короче корней растений этих видов, выращенных на почве. Уменьшилось на отвале и общее количество корней одного растения — в 3—4 раза.

Наряду с уменьшением размеров вегетативных органов в условиях отвала, наблюдается и измельчание репродуктивных органов, что видно из данных, представленных в табл. 2.

При произрастании на почве костер безостый образует соцветие — прямостоячую метелку — длиной 10—15 см (Лебедев, Углов, 1961). По наблюдениям В. Ф. Корякиной (1964), длина метелки колеблется от 10 до 30 см. Метелка состоит из длинных и тонких веточек, заканчивающихся колосками. Колоски многоцветковые содержат по 5—7 (Ларин, Агабабян и другие, 1950), 5—10 (Лебедев, Углов, 1961), 5—12 (Корякина, 1964) цветков. Метелка несет в среднем около 30 колосков, содержащих 150—300 цветков. Плод костра — зерновка длиной 6—10 мм и шириной 2,2—2,6 мм. Результаты наших измерений и подсчетов (табл. 2) показали, что в условиях отвала у костра наблюдается уменьшение длины соцветия (в 1,1—1,5 раза), количества узлов (в 1,2—1,4 раза) и числа веточек в соцветии (на шламе с почвой — в 1,4 раза), меньше колосков в метелке (в 1,4—2,0 раза), цветков и зерновок в колоске. Уменьшение размеров и количества органов, как правило, в большей степени происходит на шламе с почвой, нежели на шламе с илом. Величина зерновки костра в условиях отвала существенно не изменяется.

Соцветия пырея бескорневищного — колос. Колоски 2—3-цветковые (Клушина, 1951; Лебедев, Углов, 1961). Плод — зерновка продолговато-линейной формы, 8—11 мм длины и 1,5—2,5 мм ширины.

Наши наблюдения (табл. 2) показали, что соцветия пырея бескорневищного, выращенного в условиях отвала, отличаются от соцветий пырея обычной почвенной культуры меньшей длиной, меньшим количеством узлов, колосков, цветков и зерновок, т. е. у пырея выявляется та же закономерность, что и у костра.

Из проведенного анализа видно, что при выращивании многолетних злаков в условиях отвала происходят следующие морфологические изменения: уменьшение высоты и кустистости, количества, длины и ширины листьев, а, следовательно, сокращение

Величина и количество вегетативных органов костра безостого и

Виды растений	Вариант опыта	Возраст растения, лет	Высота растения, см	Энергия кущения	Количество листьев на растении
Костер безостый	Шлам+почва	4	$33,5 \pm 1,4$	$6,2 \pm 0,3$	33,5
	Шлам+ил.	4	$51,2 \pm 1,3$	$4,5 \pm 0,2$	22,6
	Почва (контроль)	4	$94,2 \pm 2,6$	$108,2 \pm 4,3$	757,4
Пырей бескорневищный	Шлам+почва	4	$50,6 \pm 1,2$	$12,3 \pm 0,6$	39,4
	Шлам+ил	4	$45,0 \pm 0,6$	$12,2 \pm 0,6$	40,0
		2	$49,6 \pm 0,8$	$18,1 \pm 0,9$	57,9
	Почва (контроль)	4	$93,6 \pm 0,9$	$29,0 \pm 1,2$	135,2

Изменение величины и количества репродуктивных органов костра безостого

Виды растений	Вариант опыта	Длина соцветия, см	Количество узлов в соцветии
Костер безостый	Шлам+почва	$9,1 \pm 0,3$	$4,6 \pm 0,1$
	Шлам+ил	$11,4 \pm 0,2$	$5,3 \pm 0,1$
	Почва (контроль)	$13,7 \pm 0,3$	$6,5 \pm 0,1$
Пырей бескорневищный	Шлам+почва	$10,4 \pm 0,2$	$14,2 \pm 0,3$
	Шлам+ил, 4-й год жизни	$10,7 \pm 0,2$	$12,0 \pm 0,3$
	Шлам+ил, 2-й год жизни	$11,6 \pm 0,2$	$13,8 \pm 0,3$
	Почва (контроль)	$13,9 \pm 0,3$	$16,0 \pm 0,4$

ассимиляционной поверхности, уменьшение количества, длины и толщины корней; уменьшение длины соцветий, количества узлов, колосков, цветков и плодов в соцветии. Все эти изменения не выходят за пределы адаптивных признаков и являются, по-видимому, следствием общего угнетения растений в условиях отвала. Это вызвано, в свою очередь, неблагоприятными условиями нового местообитания, главным образом, свойствами шлама: недостатком питательных веществ, особенно азота, физиологической сухостью субстрата в связи с его засолением, токсическим действием алюминия, железа, солей натрия и т. д.

Изменения структуры растений в условиях отвала произошли и на тканевом уровне, о чем говорят данные анатомических исследований. По мнению В. Г. Николаевского (1964), на изменение внешних условий растение реагирует перестройкой всего обмена веществ, что влечет за собой соответствующие преобразования

Таблица 1

пырея бескорневищного в разных условиях произрастания

Размеры листовой пластинки				Средняя длина корневища, см	Количество корней на од- но растение	Размеры корня	
длина, см	шири- на, см	площадь, см ²	толщина, мк			длина, см	диаметр, мк
10,1	0,5	3,9	153,0±0,9	4,4	298±3	20,0±1,2	896±11
9,7	0,5	3,7	164,0±0,3	5,7	286±2	13,0±0,4	878±14
18,4	0,7	9,4	186,0±0,7	9,3	4350±12	42,0±0,9	968±16
10,3	0,3	1,8	136,0±0,9	—	96±2	9,5±0,4	704±15
11,4	0,3	2,0	147,0±0,3	—	114±4	16,0±0,9	764±12
—	—	—	160,0±0,2	—	—	18,0±0,8	696±9
17,6	0,4	4,2	176,0±0,3	—	353±8	35,0±0,7	873±13

Таблица 2

и пырея бескорневищного в зависимости от условий произрастания

Количество веточек в соцветии	Количество колосков в ко- лосе (метелке)	Количество цветков в колоске	Количество зерновок в колоске	Величина зерновки	
				длина, мм	ширина, мм
14,9±0,7	16,3±0,6	5,7±0,1	3,2±0,1	8,60±0,11	2,200±0,030
21,2±0,7	22,7±0,9	5,9±0,1	3,0±0,1	8,20±0,07	2,100±0,020
21,2±0,6	33,6±0,9	6,5±0,1	3,7±0,2	8,50±0,10	2,200±0,010
—	16,0±0,3	3,2±0,05	2,4±0,1	8,30±0,05	1,800±0,005
—	12,8±0,3	3,4±0,1	2,8±0,1	8,50±0,05	1,800±0,005
—	14,6±0,3	3,0±0,03	2,8±0,1	9,00±0,03	1,800±0,005
—	20,0±0,4	3,9±0,1	3,2±0,1	—	—

всей его внутренней организации и структуры. Не рассматривая подробно анатомического строения органов и тканей костра и пырея, выращенных на отвале, остановимся лишь на некоторых особенностях этого строения, имеющих наибольшее экологическое значение.

Начнем с рассмотрения анатомических особенностей основного органа фотосинтеза — листа. При анатомическом исследовании характера покровной ткани нижней поверхности листа была установлена следующая закономерность. В условиях отвала по сравнению с контролем на почве размеры (длина и ширина) клеток эпидермиса уменьшились, но вместе с тем увеличилось количество клеток на единицу листовой поверхности (на 1 мм²) (табл. 3). Как видно из таблицы, у костра безостого средняя длина клеток меньше по сравнению с контролем в 1,3 раза, у пырея бескорневищного на шлеме с почвой — в 1,5 раза, на шлеме с илом —

Некоторые данные о количественном соотношении анатомических структур листа

Виды растений	Варианты опыта	Количество клеток эпидермиса на 1 мм ²	Размеры клеток эпидермиса, мк	
			длина	ширина
Костер безостый	Шлам+почва	310,0±3,2	264,0±6,0	24,0±0,3
	Шлам+ил	314,0±2,6	260,0±5,1	22,0±0,2
	Почва (контроль)	240,0±4,0	350,0±7,3	32,0±0,3
Пырей бескорневый	Шлам+почва	556,0±7,6	252,0±8,7	15,0±0,3
	Шлам+ил, 4-й год жизни	470,0±7,8	320,0±7,9	20,7±0,2
	Шлам+ил, 2-й год жизни	492,0±4,6	268,0±7,9	17,0±0,3
	Почва (контроль)	337,0±1,3	370,0±6,3	25,0±0,1

в 1,1—1,4 раза. Ширина клеток у костра безостого в условиях отвала уменьшилась на шлеме с почвой в 1,3 раза и на шлеме с илом — в 1,4 раза, у пырея соответственно по вариантам в 1,7 и в 1,2—1,5 раза. Количество клеток на единицу листовой поверхности увеличилось у костра в 1,3 раза, у пырея — на шлеме с почвой — в 1,6 раза, на шлеме с илом — в 1,4—1,5 раза.

Функциональному значению устьичного аппарата, его строению, размеру, количеству устьиц у различных растений в разных условиях среды, влиянию экологических факторов на его строение и деятельность устьиц посвящены многие работы отечественных и зарубежных ученых. Достаточно упомянуть, что эти вопросы получили широкое освещение в трудах В. Р. Заленского (1904, 1922), К. А. Тимирязева (1948, 1949), Н. А. Максимова (1952) и других.

В работах В. Р. Заленского имеются конкретные данные о количестве клеток эпидермиса и числе устьиц на единицу листовой поверхности у ряда видов растений, в частности, у костра безостого. Так, по наблюдениям автора, лист костра безостого с высоты 51,3 см имеет 40 устьиц на 1 мм² нижней стороны листовой поверхности, и длина устьица в среднем равна 52 мк. В наших исследованиях высота прикрепления изучаемого пятого листа у контрольных растений костра равна 54,8 см, а количество устьиц на 1 мм² — 46 при средней длине их 54 мк.

Результаты подсчета количества устьиц на единицу листовой поверхности и определение их размера у растений, выращенных в условиях отвала, в сравнении с соответствующими растениями на почве, представленные в табл. 3, говорят о наличии существенного различия по данным показателям. Так, количество устьиц в условиях отвала увеличивается: у костра на шлеме с почвой в 1,4, на шлеме с илом — в 1,7 раза, у пырея соответственно по вариан-

Таблица 3

костра безостого и пырея бескорневищного, выращенных на шламовом отвале

Количество устьиц на 1 мм ²	Размеры устьиц, мк		Суммарная длина сосудисто-волоконистых пучков на 1 см ² , мм	Количество рядов клеток ассимиляционной ткани	Диаметр клеток ассимиляционной ткани, мк
	длина	ширина			
66,0±1,9	48,0±0,3	25,0±0,2	541±9	8883±28	12,3±0,10
79,0±1,9	49,0±0,4	25,0±0,1	421±7	6471±32	14,0±0,10
46,0±1,3	54,0±0,1	32,0±0,2	356±8	3525±48	19,0±0,10
84,0±3,2	40,0±0,4	18,0±0,3	511,0±12	5140±37	12,4±0,04
80,0±1,9	45,0±0,2	20,0±0,1	513±10	7500±31	12,7±0,1
71,0±1,9	43,0±0,2	19,0±0,2	443±15	6899±30	13,6±0,1
34,0±0,6	52,0±0,1	25,0±0,1	387±9	4115±27	16,6±0,1

там в 2,5 и в 2,1—2,3 раза. В то же время размер устьиц у растений с отвала сокращается, что выражается в уменьшении их длины и ширины. Длина устьиц у костра, выращенного в условиях отвала, в 1,1 раза, а ширина — в 1,2 раза меньше, чем у растений обычной почвенной культуры. У пырея со шлама с почвой длина устьиц в 1,3, а ширина в 1,4 раза меньше, чем у пырея почвы; со шлама с илом длина устьиц в 1,1—1,2 и ширина в 1,2—1,3 раза меньше, чем у пырея с почвы.

Таким образом, у растений, выращенных в условиях отвала, количество устьиц на единицу листовой поверхности больше, но при этом они мельче, чем у растений тех же видов, но обычной почвенной культуры.

Анализируя данные о размерах эпидермальных клеток и устьиц, нужно сказать, что наибольшей вариации в связи с изменением условий среды подвержены размеры клеток эпидермиса, в то время как величина устьиц наиболее стабильна.

Жилкование листа злаков состоит из сосудисто-волоконистых пучков, тянущихся вдоль всей пластинки листа и спускающихся в его влагалище. В условиях отвала у костра и пырея нервация листа усиливается по сравнению с растениями почвенной культуры (табл. 3). Суммарная длина сосудисто-волоконистых пучков на единицу поверхности (1 см²) листовой пластинки увеличивается у костра на шламе с почвой в 1,5 раза, на шламе с илом — в 1,2 раза, у пырея бескорневищного соответственно по вариантам в 1,3 и в 1,1—1,3 раза.

Что касается механической ткани листа злаков, то независимо от варианта она образует отдельные тяжи, которые расположены по килю средней жилки, по краям листовой пластинки, над и под сосудистыми пучками. На шламе с почвой и шламе с илом как у костра, так и у пырея хорошо развиты склеренхимные тяжи над

Некоторые данные о количественном соотношении анатомических структур стеб

Виды растений	Варианты опыта	Среднее количество рядов клеток эпидермиса	Средняя толщина механического слоя, мм	Среднее количество рядов клеток склеренхимы, мк
Костер. безостый	Шлам+почва	1	$0,131 \pm 0,005$	$9,30 \pm 0,20$
	Шлам+ил	1	$0,181 \pm 0,003$	$9,70 \pm 0,50$
	Почва (контроль)	1	$0,109 \pm 0,001$	$7,30 \pm 0,20$
Пырей бескорневищный	Шлам+почва	1	$0,075 \pm 0,001$	$3,50 \pm 0,02$
	Шлам+ил, 4-й год жизни	—	$0,070 \pm 0,003$	$3,60 \pm 0,08$
	Шлам+ил, 2-й год жизни	1	$0,069 \pm 0,002$	$4,70 \pm 0,05$
	Почва (контроль)	1	$0,057 \pm 0,001$	$3,00 \pm 0,02$

и под сосудистыми пучками первого, второго и третьего порядков. (Термин «порядок» в данном случае применяется условно, а порядок проводящих пучков устанавливается по принципу различия их по толщине и сложности организации, а не по принципу ветвления, имеющего место у двудольных). В контрольных условиях на почве у проводящих пучков третьего порядка иногда склеренхимное влагалище отсутствует или недоразвито. О развитии механической ткани в листе можно судить и по укреплению ею краев листа. У контрольных растений костра края листьев укреплены в среднем 3—4 столбцами склеренхимных клеток, в условиях отвала — 6—7 столбцами; края листьев пырея — соответственно 3 (в контроле) и 5—6 (на отвале) столбцами склеренхимных клеток.

Большее развитие механической ткани в листьях злаков, выращенных на отвале, дает большую твердость и жесткость листьев этих растений по сравнению с контрольными. Е. Н. Синская и М. А. Шебалина, (1936) считают, что жесткость листа у злаков связана с его ксероморфной структурой.

Мезофилл листа у исследуемых нами злаков простой, недифференцированный, и представлен округлыми, почти изодиаметрическими, паренхимными клетками с тонкими оболочками.

Наибольший размер клеток ассимиляционной ткани у растений в условиях контроля (у костра 19 мк, у пырея — 16,6 мк). На отвале наблюдается уменьшение размеров клеток хлоренхимы: у костра на шлеме с почвой — в 1,5 раза, на шлеме с илом — в 1,4 раза, у пырея соответственно по вариантам в 1,4 и в 1,2—1,3 раза (табл. 3). Из таблицы видно также, что количество рядов ассимиляционной ткани у растений с отвала увеличивается по сравнению с растениями контроля.

Подводя итог данным исследованиям, необходимо отметить общую закономерность, характерную для анатомических структур листа при выращивании растений на отвале: увеличение числа со-

Таблица 4

ля костра безостого и пырея бескорневищного, выращенных в разных условиях

Средний диаметр клеток склеренхимы, мк	Средний диаметр стебля, мм	Средний диаметр воздушной полости, мм	Среднее количество рядов клеток паренхимы	Средний диаметр клеток паренхимы, мк	Среднее количество проводящих пучков
14,6±0,2	1,84±0,03	0,75±0,02	11,80±0,50	46,5±0,8	72,0±2,0
14,8±0,2	2,20±0,10	0,89±0,03	13,00±0,60	41,4±0,6	79,0±4,0
13,8±0,2	2,56±0,09	1,35±0,06	10,20±0,12	55,6±0,7	63,0±2,0
13,4±0,1	0,80±0,02	0,40±0,01	6,70±0,05	26,4±0,7	24,0±0,6
13,7±0,2	1,25±0,06	0,70±0,02	6,30±0,05	40,6±0,8	23,7±0,5
14,9±0,2	1,25±0,07	0,59±0,03	6,00±0,10	39,3±0,7	22,0±0,9
13,0±0,2	1,52±0,02	0,90±0,01	5,70±0,05	52,2±0,4	19,8±0,3

ставляющих ткани элементов (клеток) на единицу листовой поверхности, сопровождающееся уменьшением их величины. Эта закономерность выявляется и в отношении клеток эпидермиса, и устьиц, и клеток ассимиляционной ткани. Между тем известно, что образование мелких клеток происходит вследствие задержки их растяжения, которая имеет место при самом малейшем обезвоживании клеток, формирующихся в условиях недостатка воды (Кружилин, 1954). Известно также, что типичные черты ксероморфной структуры у листьев растений появляются при ухудшении корневого питания, вызванном недостатком элементов минерального питания в субстрате или уменьшением площади питания (Шенников, 1950; Карпенко, 1965). Кроме того, как указывает Б. А. Рубин (1959), согласно исследованиям Б. П. Строгонова, П. А. Генкеля, А. А. Шахова и других, к возникновению у растений признаков засухоустойчивости (мелкоклетность, высокоразвитая система жилкования у листьев, большое количество устьиц и т. д.) приводит выращивание их при повышенном содержании сульфатов или углекислых солей.

Таким образом, изменение анатомических структур листа у многолетних злаков, выращиваемых на шламовом отвале, в направлении усиления степени ксероморфоза является ответной реакцией растительного организма на неблагоприятные условия среды отвала, главным образом, на отрицательные свойства субстрата — красного шлама: недостаток элементов минерального (главным образом, азотного) питания, водный дефицит (имеющий место вследствие физиологической сухости субстрата), сульфатно-содовое засоление субстрата и может, по-видимому, рассматриваться как приспособление растения к этим условиям.

В то же время увеличение числа клеток компенсирует уменьшение их величины и обеспечивает, хотя и не нормальные, характерные для данных видов, но достаточные размеры питательной — ассимиляционной ткани, покровной — регулирующей испарение

воды и газообмен, что, в свою очередь, приводит к полному развитию растений в условиях отвала.

В табл. 4 представлены некоторые сведения о количественном соотношении анатомических структур стебля костра безостого и пырея бескорневищного, выращенных в условиях отвала, в сравнении с растениями этих же видов, росших в обычных условиях на почве.

Отметим, что стебель изучаемых злаков построен следующим образом: на поперечном разрезе, на некотором расстоянии от наружной поверхности, ясно выделяется сплошное кольцо механической ткани, которое между участками хлоренхимы прилегает непосредственно к эпидермису. Проводящие пучки находятся в склеренхимном кольце. Центральная полость представлена воздухоносным каналом. Из данных таблицы видно, что у растений, выращенных в условиях отвала, по сравнению с контрольными наиболее развита механическая ткань. В стеблях растений с отвала отмечается наибольшая толщина слоя склеренхимы за счет увеличения количества рядов клеток и увеличения диаметра этих клеток. Так, у костра в условиях отвала механический слой стебля в 1,2—1,6 раза толще и представлен в 1,2 раза большим количеством рядов клеток, чем у контрольных растений. Средний диаметр клеток склеренхимы у костра на отвале на 0,8—1 мк (в 1,1 раза) больше, чем у контрольных растений. Та же закономерность наблюдается и у пырея.

С более мощным развитием склеренхимного кольца в стебле растений, выращенных в условиях отвала, очевидно, связано изменение относительной величины воздушной полости стебля. Диаметр воздушной полости по отношению к диаметру стебля занимает у растений с отвала меньшую часть, чем у растений контроля (табл. 4). Как видно из таблицы, у костра безостого диаметр воздушной полости на шлеме с почвой составляет 40,7%, диаметра стебля, на шлеме с илом — 40,4%, в то время как у контрольных растений на почве — 52,7%; у пырея соответственно по вариантам 50%, 47,2—56% и 59,2%, т. е. воздушная полость у растений, выращенных на отвале, занимает меньшую часть стебля по его ширине, чем у растений, выращенных в обычных условиях на почве. Происходит это уменьшение за счет относительного увеличения толщины стенки соломины, вызванного усилением развития механической ткани. Относительная толщина стенок соломины у костра безостого составляет на шлеме с почвой 59,3% диаметра стебля, на шлеме с илом — 59,6%, в то время как у контрольных растений на почве — 47,3%; у пырея соответственно по вариантам 50%, 52,8—44% и 40,8%.

Более мощное развитие механической ткани в листьях и стеблях злаков, растущих на отвале, сказывается и на внешнем облике растений. Они имеют более ксероморфную внешность по сравнению с контрольными. Это выражается прежде всего в более вертикальном полржении стеблей и листьев, что, в свою очередь,

определяет прямостоячую форму куста по сравнению с более раскидистой, развалистой, характерной для растений контроля. Если у контрольных растений листья свешиваются дугообразно, что отчасти можно объяснить их большей длиной, мягкостью, отсутствием достаточной упругости, то на отвале у растений наблюдается более вертикальное расположение листовых пластинок, обусловленное их меньшей длиной, большей жесткостью и твердостью.

Что касается паренхимы стебля, то у растений, выращенных на отвале, по сравнению с контрольными меньше размеры ее клеток и одновременно больше количество их рядов (табл. 4).

В отношении проводящей системы стебля изучаемых растений можно отметить следующее. Наибольшее количество сосудисто-волокнистых пучков наблюдается у растений, выращенных на отвале, по сравнению с контрольными (табл. 4).

Корень так же, как и лист, характеризуется пластичностью структуры; формирование его структуры является процессом, в высшей степени зависящим от внешних условий (Цхакая, 1965). При анатомическом исследовании корня костра и пырея основное внимание было уделено выявлению особенностей его проводящей системы. Оказалось, что у растений, выращенных в условиях отвала, при уменьшении среднего диаметра корня и осевого цилиндра количество структур, составляющих проводящую систему корня, увеличено (больше групп ксилемы и флоэмы), т. е. возрастает полиархия. Так, если количество групп ксилемы и равно ему количество групп флоэмы в сложном радиальном пучке ко-

Таблица 5

Некоторые данные о количестве структур проводящей системы корня, костра безостого и пырея бескорневищного, выращенных в условиях отвала

Вид растения	Показатели	Вариант			
		шлам+почва	шлам+ил		почва (контроль)
			2-й год жизни	4-й год жизни	
Костер безостый	Средний диаметр осевого цилиндра корня, мк	336,0±11,0	—	344,0±12,0	500,0±10,0
	Среднее количество структур проводящей системы	12,0±0,1	—	16,0±0,2	7,0±0,1
Пырей бескорневищный	Средний диаметр осевого цилиндра корня, мк	256,0±12,0	280,0±7,0	318,0±10,0	486,0±14,0
	Среднее количество структур проводящей системы	10,0±0,1	8,0±0,2	12,0±0,2	7,0±0,1

стра и пырея в контроле на почве составляет 7, то на отвале оно достигает 12 у пырея и 16 у костра (табл. 5).

При уменьшении площади поперечного сечения корня и осевого цилиндра это приводит к тому, что на единицу площади сечения у корней растений, выращенных на отвале, приходится больше проводящей ткани.

Таким образом, в корнях растений с отвала, как и в других их органах (листьях, стеблях), более сильно развита проводящая система. В то же время, как указывает А. П. Шенников (1950), более мощное развитие проводящей системы обычно свойственно растениям, находящимся в условиях водного дефицита и потому развивающим повышенную транспирацию.

Исходя из приведенных данных, можно сделать вывод, что растения, выращенные на шламовом отвале, более ксероморфны, чем соответствующие растения почвенной культуры. Л. И. Курсанов, Н. А. Комарницкий и другие (1966) считают, что закон Заленского в известной мере применим к растениям одного и того же вида, но различных местообитаний. В то же время Ю. С. Григорьев (1955) утверждает, что более правильно называть законом Заленского не только частный случай проявления приспособительной реакции растений на воздействие иссушающих факторов внешней среды, касающейся постепенного изменения листьев на стебле в сторону большей ксероморфности, но все случаи проявления этой реакции в структуре растений.

Учитывая указание Л. И. Курсанова при сравнении некоторых анатомических показателей растений, выращенных в условиях отвала и на почве, мы можем применить закон Заленского. Согласно закону Заленского (в том его широком понимании, которое предлагает Ю. С. Григорьев), усиление ксероморфности у растений, выращенных в условиях отвала, выражается в следующем:

- 1) в увеличении суммарной длины жилок на единицу поверхности листа;
- 2) в большем количестве клеток эпидермиса и устьиц на единицу листовой поверхности при одновременном уменьшении размеров клеток эпидермиса и устьиц;
- 3) в росте количества рядов клеток ассимиляционной ткани при одновременном уменьшении размеров этих клеток;
- 4) в более мощном развитии механической ткани во всех исследуемых органах растений;
- 5) в более мощном развитии проводящей системы во всех исследуемых органах растений.

Большая выраженность признаков ксероморфоза у растений, выращенных на отвале, по сравнению с контрольными, росшими на почве, может рассматриваться как ответная реакция и результат происходящей адаптации растений к этим условиям.

ЛИТЕРАТУРА

Воронин Н. С., 1953. Практикум по анатомии и морфологии растений. М., «Сов. наука».

Генкель П. А., 1946. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. — Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР, т. 5, вып. 1.

Григорьев Ю. С., 1955. Сравнительно-экологическое исследование ксерофиллизации высших растений. М.—Л., АН СССР.

Заленский В. Р., 1904. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. — Изв. Киевского политехнического ин-та, кн. 1.

Заленский В. Р., 1922. О признаках засухоустойчивости у растений Юго-Востока. — «Сельское и лесное хозяйство», № 1—2.

Карпенко Л. П., 1965. Элементы морфолого-анатомической характеристики листа кукурузы при различных площадях питания. «Проблемы современной ботаники», т. 2. М.—Л., «Наука».

Клушина В. П., 1951. Пырей бескорневищевый. — В кн.: Многолетние травы в лугопастбищных севооборотах. М., Сельхозгиз.

Корякина В. Ф., 1964. Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. М.—Л., «Наука».

Кружилин А. С., 1954. Биологические особенности орошаемых культур, М., Сельхозгиз.

Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Раздорский В. Ф., Уранов А. А., 1966. Ботаника, т. I. Анатомия и морфология растений. М., «Промышленность».

Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А., Любская А. Ф., Ларина В. К., Касименко М. А., Говорухин В. С., Зафрен С. Я., 1950. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, т. I. М.—Л., Сельхозгиз.

Лебедев П. В., Углов Н. П., 1961. Биология и агротехника лугопастбищных трав. Свердловское книжное изд-во.

Максимов Н. А., 1952. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, т. I. М., АН СССР.

Николаевский В. Г., 1964. К методике количественно-анатомического изучения влияния внешней среды на структуру вегетативных органов высших растений. Бот. журн., т. 49, № 6.

Петинов Н. С. и Зак Г. А., 1938. К вопросу о закаливании растений почвенной сухостью в условиях орошения. — Докл. АН СССР, т. 18, № 1.

Петинов Н. С. и Самиев Х., 1959. О некоторых особенностях азотно-фосфорного питания хлопчатника. — «Физиология растений», т. 6, вып. 4.

Раздорский В. Ф., 1949. Анатомия растений. М., «Сов. наука».

Рубин Б. А., 1959. Физиология растений в помощь земледелию. М., «Знание».

Синская Е. Н. и Шебалина М. А., 1936. Селекция кормовых культур. М.—Л., Сельхозгиз.

Тимирязев К. А., 1948. Избранные сочинения, т. 2. М., ОГИЗ-Сельхозгиз.

Тимирязев К. А., 1949. Избранные сочинения, т. 3. М., ОГИЗ-Сельхозгиз.

Хржановский В. Г., Прянишникова З. Д., Исаин В. Н., Юрцев В. Н., 1963. Практический курс ботаники. М., «Высшая школа».

Цхакая К. Е., 1965. Влияние внешних условий на анатомическое строение корня. — «Проблемы современной ботаники», т. 2. М.—Л., «Наука».

Шенников А. П., 1950. Экология растений. М., «Сов. наука».